AMEA-nın Xəbərləri (biologiya elmləri), cild 66, №1, səh. 92-98 (2011)

Qara Qovaq və Şərab Üzümündə Organella-Nüvə DNT Köçürmələri

Ə.Ü. Abdüləzimova, İ.Ə. Şahmuradov*
AMEA Botanika İnstitutu, Badamdar Shossesi, 40, Bakı AZ1073, Azərbaycan,
**E-mail: ilham@pgenomics.org*

Əvvəlki tədqiqatlarımız göstərmişdi ki, *Arabidopsis* və düyünün nüvə genomlarında plastid və mitoxondri DNT-sinin çoxsaylı "qəlpələri" vardır, həmin qəlpələrin tərkibinə bir çox or1anella genlərinin intakt nüsxələri daxildir və onların bəziləri nüvədə, ən azı, transckripsiya olunur. İndiki araşdırmalarda qara qovağın (*Populus trichocarpa*) plastid genomunun, şərab üzümünün (*Vitis vinifera*) isə həm plastid, həm də mitoxondri genomlarının müvafiq nüvə genomu ilə müqayisəsi nüvə xromosomlarında orqanella DNT-sinin çoxsaylı izləri aşkar edilmişdir: qara qövağın plastid genomunun ~73%-i, şərab üzümünün plastid və mitoxondri genomlarının müvafiq surətdə ~90%-i və ~51%-i tam yaxud qismən orqanella zülal genlərinin də daxil olduğu müxtəlif uzunluqlu yüzlərlə DNT fraqmenti kimi nüvə genomunda "təmsil olunur". Aldığımız nəticələr güman etməyə əsas verir ki, şərab üzümünün *rpl14* mitoxondri geninin nüvə nüsxəsi ekspressiya olunur və mitoxondri təyinatlı ribosom L14 zülalını kodlaşdırır.

GİRİŞ

Bitki genetik sistemləri nüvə genomundan və yarımavtonom mitoxondri və plastid genomlarından ibarətdir. Mitoxondrinin funksiyası, demək olar ki, bütün eukariotlarda saxlanılmışdır və belə hesab olunur ki, DNT-si olan bu orqanella endosimbiotik α-proteobakteriya mənşəlidir (Burger et al., 2003). DNT-si olan digər orqanella - plastidlər (xloroplastlar) isə endosimbiotik proseslər nəticəsində sianobakteriyalardan törənmişlər (Martin and Herrmann, 1998; Blanchard and Lynch, 2000; Martin et al., 2002; Zerges, 2002; Decker-Walters et al., 2004; Barbrook et al., 2006).

İnsan və heyvanlarla müqayisədə, ali bitkilərin mitoxondri genomları ölçücə böyükdür və molekuldaxili və/ya molekullararası rekombinasiyalar yolu ilə çoxsaylı quruluş yenidənqurmalarına məruz qalmışlar. Digər tərəfdən, ali bitkilər arasında mitoxondri genomlarının ölçüləri geniş diapozonda dəyişir (Handa, 2003; oradakı istinadlara da baxmaq olar). Bundan fərqli olaraq, plastid genomları xeyli az quruluş fərqliliyi göstərirlər.

Xloroplast və mitoxondri zülallarının əksəriyyəti nüvə genləri tərəfindən kodlaşdırılır, sitazolda sintez olunur və orqanellalara ixrac olunurlar. Maya göbələyində nüvə genlərinin təxminən 75%-pro-mitoxondridən "idxal" olunduğu halda (Esser et al., 2004), *Arabidopsis*də təxminən 4500 gen (~18%) plastid mənşəlidir (Martin et al., 2002). Müxtəlif növlərin xloroplast genomlarında cəmi 210 zülal kodlaşdıran gen tapılmışdır (Martin et al., 1998). Örtülütoxumluların analiz olunmuş plastid genomlarının hamısında eyni 74 zülal kodlaşdıran gen və bəzi növlərdə olmayan cəmi bir neçə gen vardır (Qiu et al., 1999). Funksiyaları üçün tələb olunan zülallardan 10%-indən azını kodlaşdıran mitoxondrilərdə də oxşar vəziyyət müşahidə olunur (Adams et al., 2002; Dunkley et al., 2006).

Belə hesab edilir ki, ilkin olaraq qədim endosimbiontlarda, orqanellaların əcdadlarında mövcud olan genlər tədricən nüvəyə - onların əksəriyyətinin hazırda yerləşdiyi məkana - köçürülmüş, onların translyasiyadan sonrakı məhsulları isə orqanellalara daşınırlar. Plastid və mitoxondrilərin təkamülünün gedişində onların genomlarının mürəkkəbliyi kəskin dərəcədə azalsa da, bu proses sona qədər getməmişdir - müəyyən genlər indiyədək öyrənilmiş bütün orqanellalarda saxlanılmışdır. Bu fenomeni izah etmək üçün müxtəlif fərziyyələr irəli sürülmüşdür (Barbrook et al., 2006).

Aparılan tədqiqatlar həmçinin göstərir ki, belə köçürülmə/itirlmə hadisələri fotosintetik eukariotların ümumi əcdadında baş vermis, sonralar isə yer bitkilərinin (embrofitlər yaxud metafitlər yaxud gövdəli bitkilər) xloroplast genləri dəstində yalnız cüzi dəyişikliklər olmuşdur (Baldauf and Palmer, 1990; Gantt et al., 1991; Doolittle, 1998; Martin and Herrmann, 1998; Martin et al., 1998; Nowitzki et al., 1998; Qiu et al., 1999; Millen et al., 2001; Rujan and Martin, 2001; Martin et al., 2002; Zerges 2002; Timmis et al., 2004; Leister 2005; Wang et al., 2007). Məsələn, örtülütoxumluların təkamülünün gedişində translyasiya inisiasiya faktoru 1 zülalını kodlaşdıran *infA* xloroplast geni, rozidlər (*rosidae*; ikiləpəlilər) daxil olmaqla, bir sıra növlərdə nüvəyə köçürülmüş və xloroplast DNT-sindən (xlDNT yaxud ptDNT, plastid DNT-si) yox olmuşdur (Millen et al., 2001). L22 ribosom zülalını kodlaşdıran *rpl22* geninin noxudda nüvəyə transferi müvafiq plastid geninin itirilməsilə nəticələnmişdir (Gantt et al., 1991). İlkin olaraq *Chlamydomonas reinhardtii* yosununda xloroplast geni kimi tapılmış, xloroplastlarda zülal sintezinin

Tu elonqasiya faktorunu (EF-Tu) kodlaşdıran *TufA* geni fotosintetik orqanizmlərin əksəriyyətində nüvə genomuna köçürülmüşdür (Baldauf and Palmer, 1990). L21 ribosom zülalını kodlaşdıran *rpl21* geni ali bitkilərin xloroplast genomlarında itirilmişdir; *Arabidopsis*də mitoxondri mənşəli rpl21c nüvə geni müvafiq xloroplast genini əvəz etmişdir və onun ekspressiyası plastid-səciyyəvi promoter cis-tənzimləyici elementlərinin nəzarəti altına keçmişdir (Gallois et al., 2001).

Gen transferi üzrə oxşar təkamül prosesləri mitoxondri genomunun da kiçilməsinə səbəb olmuşdur (Brennicke et al., 1993; Sanchez et al., 1996; Doolittle, 1998; Martin and Herrmann, 1998; Figueroa et al., 1999; Adams et al., 2000; Zerges, 2002). Noxudun mitoxondri genomunda qısalmış (kəsilmiş) *rps7* geni 5'-sonluğunda 40 kodonunu itirmişdir. *rps7*-yə oxşar DNT ardıcıllığının noxud və soyanın nüvə genimunda tapılması funksional *rps7* mitoxondri geninin müəyyən bitkilərdə nüvəyə yaxın təkamül dövründə köçürüldüyünə dəlalət edir (Zhuo et al., 1999).

Ümumuyyətlə, bu günə qədər, orqanella-nüvə gen/DNT köçürmələri üzrə müxtəlif bitkilərdə (*Nicotiana tabacum, Arabidopsis thaliana, Oryza sativa, Lycopersicon esculentum, Gossypium hirsutum, Chenopodium quinoa, Spinacea oleracea, Beta vulgaris* və s.) çoxsaylı faktlar aşkar edilmişdir (Pichersky and Tanksley, 1988; Timmis and Steele Scott, 1983; Steele Scott and Timmis, 1984; Pichersky et al., 1991; Ayliffe and Timmis, 1992; Watanabe et al., 1994; Kanno et al., 1997; Ayliffe et al., 1998; Lin et al., 1999; The *Arabidopsis* Genome Initiative, 2000; Stupar et al., 2001; Yuan et al., 2002; Shahmuradov et al., 2003; Matsuo et al., 2005; Noutsos et al., 2007; Guo et al., 2008; Lough et al., 2008).

*Arabidopsis*in 12 mitoxondri və düyünün 5 plastid geninin nüvə nüsxələri, ən azı, transkripsiya olunur (Akbarova et al., 2010; Shahmuradov et al., 2010). Belə təsəvvür yaranır ki, genetik materialın plastid və mitoxondridən nüvəyə köçürülməsi, onun molekulyar mexanizm(lər)i qaranlıq qalsa da, hazırda da davam edən prosesdir (Sandoval et al., 2004; Stegemann and Bock, 2006; Lough et al., 2008; Sheppard et al., 2008; Abdulazimova et al., 2010; Akbarova et al., 2010).

Hazırkı işin məqsədi, müvafiq genom annotasiyalarından istifadə etməklə, qara qovaqda (*Populus trichocarpa*) plastıd-nüvə (bu orqanizmin mitoxondri genomu oxunmamışdır), şərab üzümündə (*Vitis vinifera*) isə həm plastıd-nüvə, həm də plastid, həm də mitoxondri-nüvə DNT/gen köçürülmələrinin miqyasını və mümkün təkamül/funksional rolunu araşdırmaq olmuşdur. Bu araşdırmaların bəzi nəticələri aşağıda şərh olunur.

MATERİAL VƏ METODLAR

Araşdırmalarda qara qovağın (*Populus trichocarpa*) 19 nüvə xromosomunun (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites/entrez?db=genomeprj&cmd=Retrieve&dopt=Overview&list_uids=10770; Build 1.2) və plastid genomunun (NC_009143), şərab üzümünün (*Vitis vinifera*) 19 nüvə xromosomunun (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites/entrez?db=genomeprj&cmd=Retrieve&dopt=Overview&list_uids=12992; IGGP build 1), plastid (NC_007957) və mitoxondri (NC_012119) genomlarının annotasiyaları istifadə edilmişdir.

Genom annotasiyalarının analizi xüsusi olaraq by məqsəd üçün bizim tərəfimizdən yaradılmış **ptgan** (*Populus trichocarpa* genome analysis) **vvgan** (*Vitis vinifera* genome analysis) kompüter proqramları, nukleotid və amin turşuları ardıcıllıqlarının cüt-cüt müqayisəsi üçün **BLAST** proqramı (Altschul et al., 1997) istifadə olunmuşdur. Zülalların "son təyinat" yerlərinin axtarışı üçün **ProtComp** proqramı (http://www.softberry.com) tətbiq olunmuşdur

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

Qara qovaq və şərab üzümünün orqanella DNT-sinin nüvə qəlpələrinin ümumi xüsusiyyətləri

Organella DNT-sinin (orqDNT) önəmli nüvə "limanları"nı müəyyənləşdirmək üçün bütöv ptDNT və mitoxondri DNT-sinin (mtDNT) müvafiq nüvə xromosomları BLAST müqayisəsi aparılmış və uzunluğu ≥100 nc, oxşarlıq dərəcəsi isə ≥75% olan oxşar fraqmentlər sonrakı analizlər üçün seçilmişdir. Bu iki organizmin nüvə genomunda orqDNT-nin izlərinin ilkin skrininqinin ümumiləşdirilmiş nəticələri Cədvəl 1, 2 və 3-də verilir.

Şərab üzümünün ptDNT-si, müxtəlif xromosomlar boyunca müxtəlif uzunluqlu fraqmentlər şəklində olsa da, əsasən (160928 nc-dən 121479 nc, ~90%) nüvədə təmsil olunur. Müqayisə üçün qeyd etmək lazımdır ki, düyünün plastid genomu nüvədə bütünlüklə təmsil olunduğu halda (Akbarova, Solovyev and Shahmuradov, 2010), *Arabidopsis*in ptDNT-sinin yalniz ~10%-inin oxşar fraqmentləri nüvə genomunda tapılmışdır (Shahmuradov et al., 2003).

Şərab üzümünün mtDNT-sinin ~51%-inin nüvədə oxşar fraqmentləri tapılmışdır; düyü və *Arabidopsis*də isə müvafiq alaraq ~69% (bizim tərəfimizdən müəyyənləşdirilmişdir) və ~73%-dir (Abdulazimova et al., 2010).

Cədvəl 1. Qara qovağın ptDNT-sinin nüvə insersiyalarının bəzi ümumi xüsusiyyətləri*

Xromosom	ptDNT-nin nüvə limanları	Xromosomun ptDNT mənşəli fragmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı	ptDNT-sinin nüvədə təmsil olunan fraqmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı
1	50	15399; 0.04%	14032; 10.85%
2	53	18491; 0.08%	17809; 13.76%
3	43	19952; 0.10%	17968; 13.89%
4	30	10872; 0.07%	10835; 8.37%
5	19	5745; 0.03%	5596; 4.33%
6	18	7422; 0.04%	6925; 5.35%
7	15	5270; 0.04%	5330; 4.12%
8	14	2976; 0.02%	2815; 2.18%
9	27	15242; 0.12%	14685; 11.35%
10	20	5402; 0.03%	5332; 4.12%
11	36	17611; 0.12%	16480; 12.74%
12	18	5032; 0.04%	5038; 3.89%
13	40	16879; 0.13%	14847; 11.48%
14	19	4754; 0.03%	4668; 3.61%
15	18	5406; 0.05%	5473; 4.23%
16	24	9445; 0.07%	8146; 6.30%
17	7	3131; 0.05%	3145; 2.43%
18	31	11949; 0.09%	11032; 8.53%
19	23	6896; 0.06%	5571; 4.31%
Cəmi	**505**	**187874; 0,06%**	**94605; 73,12%**

*Burada, həmçinin Cədvəl 3 və 4-də orqDNT-nin "limanları" nüvə genomu ardıcıllıqlarının 100 nc və daha uzun kontiqləridir (oxşarlıq dərəcəsi ≥75% (mənşəyi bilinməyən boşluqlarsız). Annotasiya olunmuş nüvə xromosomlarının ümumi uzunluğu 307840768 nc, ptDNT-sinin uzunluğu isə 157033 nc-dür.

Cədvəl 2. Şərab üzümünün ptDNT-sinin nüvə insersiyalarının bəzi ümumi xüsusiyyətləri

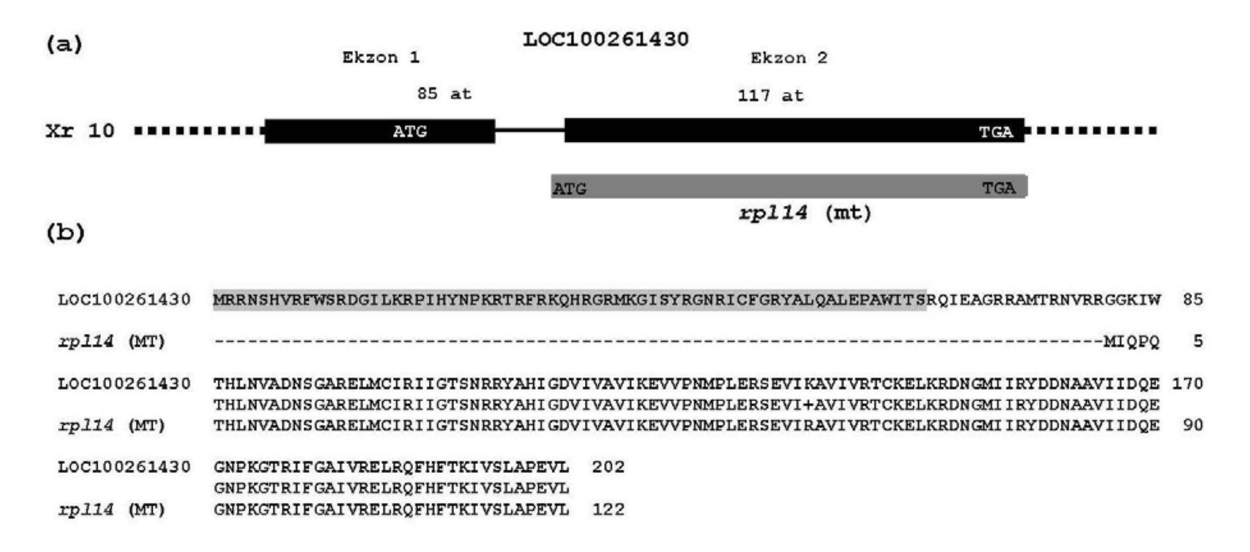
Xromosom	ptDNT-nin nüvə limanları	Xromosomun ptDNT mənşəli fragmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı*	ptDNT-sinin nüvədə təmsil olunan fraqmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı
1	66	21634; 0,11%	19042; 14,15%
2	46	24925; 0.17%	140.69; 10.45%
3	39	9681 ; 0.09%	9195; 6.83%
4	41	10679; 0.06%	9662; 7.18%
5	42	12127; 0.05%	11931; 8.87%
6	83	31516; 0.14%	26017; 19.33%
7	43	13058; 0.10%	12830; 9.53%
8	65	24401; 0.12%	22310; 16.58%
9	48	18821; 0.12%	17910; 13.31%
10	40	30352; 0.29%	28760; 21.37%
11	53	28504; 0.18%	26134; 19.42%
12	71	32054; 0.15%	27012; 20.07%
13	52	15524; 0.10%	14296; 10.62%
14	51	16203; 0.07%	14352; 10.66%
15	39	10788; 0.09%	9218; 6.85%
16	48	24395; 0.21%	13979; 10.39%
17	64	18515; 0.13%	16819; 12.50 %
18	89	25923; 0.11%	21755; 16.17%
19	47	12849; 0.08%	12714; 9.45%
Cəmi	**1027**	**381949; 0,12%**	**121479; 90,27%**

* Annotasiya olunmuş nüvə xromosomlarının ümumi uzunluğu 325313018 nc, ptDNT-sinin uzunluğu isə 160928 nc-dür.

Cədvəl 3. Şərab üzümünün mtDNT-sinin nüvə insersiyalarının bəzi ümumi xüsusiyyətləri

Xromosom	**mtDNT-nin nüvə limanları**	**Xromosomun mtDNT mənşəli fragmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı**	**mtDNT-sinin nüvədə təmsil olunan fraqmentlərinin ümumi uzunluğu (nc) və nisbi payı**
1	74	31706; 0.17%	32146; 4.16
2	58	12874; 0.08%	12666; 1.64
3	65	15389; 0.14%	14649; 1.89
4	58	15390; 0.08%	14590; 1.89
5	66	18084; 0.08%	17056; 2.21
6	81	30675; 0.13%	27125; 3.51
7	49	12807; 0.10%	12876; 1.67
8	109	38695; 0.18%	38203; 4.94
9	61	16954; 0.10%	17258; 2.23
10	94	159090; 1.51%	161926; 20.94
11	62	18511; 0.12%	17530; 2.27
12	122	66973; 0.32%	63919; 8.27
13	75	24606; 0.15%	23808; 3.08
14	119	30949; 0.12%	30270; 3.91
15	39	8751; 0.07%	8243; 1.07
16	63	46720; 0.39%	39011; 5.04
17	58	16307; 0.13%	16289; 2.11
18	129	45614; 0.18%	39559; 5.12
19	61	17188; 0.11%	16846; 5.12
Cəmi	**1443**	**627283; 0,19%**	**393463% 50,88%**

* mtDNT-sinin uzunluğu 773279 nc-dür.



Şək. 1. Şərab üzümünün L14 ribosom zülalını kodlaşdıran *rpl14* mitoxondri geni ilə 2 kodlaşdıran ekzondan ibarət, 47 EST ardıcıllığı ilə təsdiqi olan LOC100261430 nüvə geni ilə müqayisəsi (Ekzon 2: *rpl14* geninin insersiyası; Ekzon 2: naməlum mənşəli genom ardıcıllığı). Nüvə geni 201 at uzunluğunda naməlum zülal kodlaşdırır: ProtComp programının (http://www.softberry.com) verdiyi proqnoza görə, ilk 64 at (kölgəli verilmişdir) mitoxondri ünvanlı transit peptidi kodlaşdırır.

Hər 3 cədvəldən göründüyü kimi, orgDNT-nin qəlpələri uzunluq baxımından nüvə xromosomları üzrə bərabər paylanmamışdır.

Bizim analiz bir sıra orqanella genlərinin nüvədə intakt, yəni tam uzunluqlu (±5 amin turşusu [aa] fərqi ilə), 95% və daha yüksək oxşarlığı olan və kodlaşdıran ardıcıllıqlarda vaxtından əvvəl stop-kodon törədən mutasiyalar olmayan nüsxələrinin olduğunu göstərir: qara qovaqda 8 plastid geninin (*rpl2, rpl33, psbH, psbN*, II Fotosistemin 47 kDa molekul çəkili zülalını kodlaşdıran gen, sitoxrom *b6*, həmçinin hipotetik *Poptr cp074* və *Poptr cp089*

genləri), şərab üzümündə 2 plastid geninin (*rps7* və *rpl14*) və 3 mitoxondri geninin (*rps4, rpl14* və ATFaza-nin 8-ci subvahidini kodlaşdıran gen) intakt nüsxələri vardır. Maraqlıdır ki, bu orqanella genlərindən bəzilərinin (plastid mənşəli *rps7*, *rpl14*, *rpl33, psbH, psbN*, sitoxrom *b6* və II Fotosistemin 47 kDa molekul çəkili zülalını kodlaşdıran gen; mitoxondri mənşəli rps8 və ATFaza-nin 8-ci subvahidini kodlaşdıran gen) nüvə nüsxələri düyüdə və/ya *Arabidopsis*də də tapılmışdır (Shahmuradov et al., 2003; Abdulazimova et al., 2010; Akbarova et al., 2010). Müqayisə üçün onu da qeyd etmək lazımdır ki, Arabidopsisdə 2 plastid (Shahmuradov et al., 2003) və 39 mitoxondri geninin (Abdulazimova et al., 2010), düyüdə isə 74 plastid (Akbarova et al., 2010) və 28 mitoxondri geninin (bizim tərəfimizdən müəyyənləşdirilmişdir) intakt nüvə nüsxəsi tapılmışdır.

Orqanella genlərinin intact nüvə nüsxələri hansısa funksional rol onayırmı?

Çox güman ki, orqanella genlərinin intact nüvə nüsxələrinin əksəriyyəti onların müvəyə yaxın dövrlərdə transferinin nəticəsidir. Lakin bü nüsxələrin bəziləri orqanella genlərinin nüvəyə köçürülməsinin aralıq variantları da ola bilər. Əgər belə bir transfer baş verirsə, onda migrasiya edən gen o vaxt transkripsiya oluna bilər ki, o, nüvə promotoru "əldə etsin". Bundan başqa, orqDNT-nin artıq mövcud olan genlərə insersiyası orqanella zülallarından funksional domenlərin daxil olduğu yeni zülalların yaranmasına gətirib çıxarda bilər. Bu baxımdan, intakt nüvə nüsxəsi aşkar edilmiş organella genlərindən biri – şərab üzümünün L14 ribosom zülalını kodlaşdıran *rpl14* mitoxondri geni xüsusi maraq doğurur. Bu oqanizmin nüvə genomunda 47 EST ardıcılığı ilə təsdiqi olan, 2 kodlaşdıran ekzondan ibarət LOC100261430 geni annotasiya olunmuşdur (Şək. 1). Bu nüvə geninin 2-ci ekzonu, bir neçə amin turşusu istisna olmaqla, demək olar ki, identik (117 amin turşusundan 116-si eynidir, bir amin turşusu isə fiziki-kimyəvi xüsusiyyətlərinə görə yaxın amin turşusu ilə əvəz olunur) L14 ribosom zülalını kodlaşdırır; 1-ci ekzonun kodlaşdırdığı 85 aa-dan ilk 64 aa isə, ProtComp programının (http://www.softberry.com) verdiyi proqnoza görə mitoxondri ünvanlı transit peptidi kodlaşdırır. Bu fakt güman etməyə əsas verir ki, *rpl14* geni mitoxondridən nüvəyə köçürülmə mərələsindədir və hal-hazırda organella və nüvə nüsxələrinin hər ikisi ekspressiya olunur.

ƏDƏBİYYAT

Adams K.L., Daley D.O., Qiu Y.-L., Whelan J., Palmer J.D. (2000) Repeated, recent and diverse transfers of a mitochondrial gene to the nucleus in flowering plants. Nature **408:** 354-357.

Adams K.L., Qiu Y.-L., Stoutemyer M., Palmer J.D. (2002) Punctuated evolution of mitochondrial gene content: high and variable rates of mitochondrial gene loss and transfer to the nucleus during angiosperm evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99:** 9905-9912.

Abdulazimova A.U., Akbarova Y.Yu., Mustafayev N.Sh., Solovyev V.V., Shahmuradov I.A. (2010) Mitochondrial DNA Insertions in Arabidopsis Genome: is Organelle-to-Nucleus Gene Transfer Continued? Proceedings of ANAS (Biological Sciences) **65(5-6):** 184-194.

Akbarova Y.Yu., Shahmuradov I.A., Solovyev V.V. (2010) Possible Functional and Evolutionary Role of Plastid DNA Insertions in Rice. Applied and Computational Mathematics **9:** 66-81.

Ayliffe M.A., Steele Scott N., Timmis J.N. (1998) Analysis of plastid DNA-like sequences within the nuclear genomes of higher plants. Mol. Biol. Evol. **15:**738-745.

Ayliffe M.A., Timmis J.N. (1992) Plastid DNA sequnce homologies in the tobacco nuclear genome. Mol. Gen. Genet. **236:** 105-112.

Baldauf S.L., Palmer J.D. (1990) Evolutionary transfer of the chloroplast tufA gene to the nucleus. Nature **344:** 262-265.

Barbrook A.C., Howe C.J., Purton S. (2006) Why are plastid genomes retained in non-photosynthetic orqanizms? Trends Plant Sci. **11:** 101-108.

Blanchard J., Lynch M. (2000) Orqanellar genes: Why do they end up in the nucleus? Trends Genet. **16:** 315-320.

Brennicke A., Grohmann L., Hiesel R., Knoop V., Schuster W. (1993) The mitochondrial genome on its way to the nucleus: different stages of gene transfer in higher plants. FEBS Letters **325:** 140-145.

Burger G., Lang B.F. (2003) Parallels in genome evolution in mitochondria and bacterial symbionts. IUBMB Life **55:** 205-212.

Decker-Walters D.S., Chung S.M., Staub J.E. (2004) Plastid sequence evolution: a new pattern of nucleotide substitutions in the Cucurbitaceae. J. Mol. Evol. **58:** 606-614.

Doolittle W.F. (1998) You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes. Trends Genet. **14:**307-310.

Dunkley T.P.J., Hester S., Shadforth I.P., Runions J., Weimar T. et al. (2006) Mapping the *Arabidopsis* orqanella proteome. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **103:** 6518-6523.

Esser C., Ahmadinejad N., Wiegand C., Rotte C., Sebastiani F., Gelius-Dietrich G. et al. (2004) A genome phylogeny for mitochondria among a-proteobacteria and a predominantly eubacterial

ancestry of yeast nuclear genes. Mol. Biol. Evol. **21:** 1643-1660.

Figueroa P., Gomez I., Holuigue L., Araya A., Jordana X. (1999) Transfer of rps14 from the mitochondrion to the nucleus in maize implied integration within a gene encoding the iron-sulphur subunit of succinate dehydrogenase and expression by alternative splicing. Plant J. **18:** 601-609.

Gallois J.L., Achard P., Green G., Mache R. (2001) The *Arabidopsis* chloroplast ribosomal protein L21 is encoded by a nuclear gene of mitochondrial origin. Gene **274:** 179-185.

Gantt J.S., Baldauf S.L., Calie P.J., Weeden N.F., Palmer J.D. (1991) Transfer of rpl22 to the nucleus greatly preceded its loss from the chloroplast and involved th gain of an intron. EMBO J. **10:** 3073-3078.

Guo X., Ruan S., Hu W., Cai D., Fan L. (2008) Chloroplast DNA insertions into the nuclear genome of rice: the genes, sites and ages of insertion involved. Funct. Integr. Genomics **8:** 101-108.

Handa H. (2003) The complete nucleotide sequence and RNA editing content of the mitochondrial genome of rapeseed (*Brassica napus* L.): comparative analysis of the mitochondrial genomes of rapeseed and *Arabidopsis* thaliana. Nucleic Acids Res. **31:** 5907-5916.

Kanno A., Nakazono M., Hirai A. et al. (1997) Maintenance of chloroplast-derived sequences in the mitochondrial DNA of Gramineae. Curr. Genet. **32:** 413-419.

Leister D. (2005) Origin, evolution and genetic effects of nuclear insertions of orqanella DNA. Trends in Genet. **121:** 655-663.

Lin X., Kaul S., Rounsley S., Shea T.P., Benito M.I., Town C.D., Fujii C.Y. et al. (1999) Sequence and analysis of chromosome 2 of the plant *Arabidopsis thaliana*. Nature **402:** 761-768.

Lough A.N., Roark L.M., Kato A., Ream T.S., Lamb J.C., Birchler J.A., Newton K.J. (2008) Mitochondrial DNA transfer to the nucleus generates extensive insertion site variation in maize. Genetics **178:** 47-55.

Martin W., Herrmann R.G. (1998) Gene transfer from orqanellas to the nucleus: How much, What happens, and Why? Plant Physiol. **118:** 9-17.

Martin W., Rujan T., Richly E., Hansen A., Cornelsen S., Lins T. et al. (2002) Evolutionary analysis of *Arabidopsis,* cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99:** 12246-12251.

Matsuo M., Ito Y., Yamauchi R., Obokata J. (2005) The rice nuclear genome continuously integrates, shuffles, and eliminates the chloroplast genome to cause chloroplast-nuclear DNA flux. Plant Cell **17:** 665-675.

Millen R.S., Olmstead R.G., Adams K.L., Palmer J.D., Lao N.T., Heggie L. et al. (2001) Many parallel losses of *infA* from chloroplast DNA during angiosperm evolution with multiple independent transfers to the nucleus. The Plant Cell **13:** 645-658.

Noutsos C., Kleine T., Armbruster U., DalCorso G., Leister D. (2007) Nuclear insertions of orqanellar DNA can create novel patches of functional exon sequences. Trends in Genetics **123:** 597-601.

Nowitzki U., Flechner A., Kellermann J., Hasegawa M., Schnarrenberger C., Martin W. (1998) Eubacterial origin of nuclear genes for chloroplast and cytosolic glucose-6-phosphate isomerase from spinach: sampling eubacterial gene diversity in eukaryotic chromosomes through symbiosis. Gene **214:** 205-213.

Pichersky E., Longsdon J.M., MGrath J.M., Stasys R.A. (1991) Fragments of plastid DNA in the nuclear genome of tomato: prevalence, chromosomal location and possible mechanisms of integration. Mol. Gen. Genet. **225:** 453-458.

Pichersky E., Tanksley S.D. (1988) Chloroplast DNA sequences integrated into an intron of a tomato nuclear gene. Mol. Gen. Genet. **216:** 65-68.

Qiu Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A. et al. (1999) The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. Nature **402:** 404-406.

Rujan T., Martin W. (2001) How many genes in *Arabidopsis* come from cyanobacteria? An estimate from 386 protein phylogenies. Trends in Genet. **17:** 113-117.

Sanchez H., Fester T., Kloska S., Schroder W., Schuster W. (1996) Transfer of rps19 to the nucleus involves the gain of an RNP-binding motif which may functionally replace RPS13 in *Arabidopsis* mitochondria. EMBO J. **15:** 2138-2149.

Sandoval P., León G., Gómez I., Carmona R., Figueroa P., Holuigue L., Araya A., Jordana X. (2004) Transfer of RPS14 and RPL5 from the mitochondrion to the nucleus in grasses. Gene **324:** 139-147.

Shahmuradov I.A., Akbarova Y.Y., Solovyev V.V., Aliyev J.A. (2003) Abundance of plastid DNA insertions in nuclear genomes of rice and *Arabidopsis*. Plant Mol. Biol. **52:** 923-934.

Sheppard A.E., Ayliffe M.A., Blatch L., Day A., Delaney S.K., Khairul-Fahmy N. et al. (2008) Transfer of plastid DNA to the nucleus is elevated during male gametogenesis in tobacco. Plant Physiol. **148:** 328-336.

Steele Scott N., Timmis J.N. (1984) Homologous between nuclear and plastid DNA in spinach. Theor. Appl. Genet. **67:** 279-288.

Stegemann S., Bock R. (2006) Experimental reconstruction of functional gene transfer from the

tobacco plastid genome to the nucleus. The Plant Cell **18:** 2869-2878.

Stupar R.M., Lilly J.W., Town C.D., Cheng Z., Kaul S., Buell C.R. (2001) Complex mtDNA constitutes an approximate 620-kb insertion on *Arabidopsis thaliana* chromosome 2: implication of potential sequencing errors caused by large-unit repeats. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **98:** 5099-5103.

The *Arabidopsis* Genome Initiative (2000) Analysis if the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature **408:** 796-815.

Timmis J.N., Ayliffe M.A., Huang C.Y., Martin W. (2004) Endosymbiotic gene transfer: orqanella genomes forge eukaryotic chromosomes. Nature Rev. (Genetics) **5:** 123-135.

Timmis J.N., Steele Scott N. (1983) Sequence homology between spinach nuclear and chloroplast genomes. Nature **305:** 65-67.

Wang D., Wu Yu.-W., Shih A.C.-C., Wu C.-S., Wang Y.-N., Chaw S.-M. (2007) Transfer of chloroplast genomic DNA to mitochondrial genome occurred at least 300 MYA. Mol. Biol. Evol. **24:** 2040-2048.

Watanabe N., Nakazono M., Kanno A. et al. (1994) Evolutionary variations in DNA sequences transferred from chloroplast genomes to mitochondrial genomes in the *Gramineae*. Current Genet. **26:** 512-518.

Yuan Q., Hill J., Hsiao K., Moffat K., Ouyang S., Cheng Z., Jiang J., Buell C.R. (2002) Genome sequencing of a 239-kb region of rice chromosome 10L reveals a high frequency of gene duplication and a large chloroplast DNA insertion. Mol. Gen. Genet. **267:** 713-720.

Zerges W. (2002) Does complexity constrain orqanella evolution? Trends in Plant Science **7:** 175-180.

Zhuo D., Nguyen-Lowe H.T., Subramanian S., Bonen L. (1999) The S7 ribosomal protein gene is truncated and overlaps a cytochrome c biogenesis gene in pea mitochondria. Plant Mol. Biol. **40:** 91-97.

A.U. Abdulazimova, I.A. Shahmuradov

Organelle-to-Nucleus DNA Transfers in Black Cottonwood and Wine Grape

Our previous studies revealed that nuclear genome of *Arabidopsis* and rice contains multiple plastid and/or mitochondrial DNA (ptDNA and mtDNA, respectively) splinters with intact copies of many orqanellar genes, where some of them, at least, are transcribed. In these studies, comparison of the plastid genome of black cottonwood (*Populus trichocarpa*), both plastid and mitochondria genomes of wine grape (*Vitis vinifera*) with the corresponding nuclear genome revealed many “traces” of organellar DNA: ~73% of black cottonwood plastid genome, ~90% and ~51% of wine grape plastid and mitochondria genomes, respectively, are present in nuclear genome in a form of multiple DNA fragments containing complete or partial copies of organellar protein coding genes. Results obtained suggest that nuclear copy of wine grape mitochondria *rpl14* gene is expressed and it encodes ribosom L14 protein targeted to the mitochondria.

А.У. Абдулазимова, И.А. Шахмурадов

Перенос ДНК из Органеллы в Ядро у Тополя Волосистоплодного и Винограда Культурного

Наши предыдушие исследования показали, что имеются многчисленные «осколки» пластидной и митохондриальной ДНК в ядерных геномах Арабидопсиса и риса, эти осколки содержат интактные копии ряда генов органелл и, по крайней мере, некоторые из них транскрибируются. В настоящей работе, сравнение пластидного генома тополя волосистоплодного (*Populus trichocarpa*), пластидного и митохондриального геномов винограда культурного (*Vitis vinifera*) с соответствующим ядерным геномом выявило множественные следы ДНК органелл: около 73% пластидного генома тополя волосистоплодного, около 90% и 51% пластидного и митохондриального генома, соответственно, винограда культурного представлены в ядре в форме множественных ДНК фрагментов, содержащих полные или частичные копии генов, кодирующих белки органелл. Полученные результаты наводят на мысль, что экспрессируется ядерная копия митохондриального гена *rpl14* винограда культурного, кодирующего рибосомальный белок L14, направляющийся в митохондрию.